ПАРАЗИТОЛОГИЯ, I, 4, 1967

УДК 576.895.12

НИМФАЛЬНАЯ ДИАПАУЗА У КЛЕЩА IXODES RICINUS L. (ACARINA, IXODIDAE)

II. РАЗНЫЕ ФОРМЫ ДИАПАУЗЫ НИМФ И ОСОБЕННОСТИ ИХ РЕГУЛЯЦИИ У КЛЕЩЕЙ I. RICINUS ЛЕНИНГРАДСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В. Н. Белозеров

Лаборатория энтомологии Биологического научно-исследовательского института
Ленинградского государственного университета

В предыдущей статье (Белозеров, 1966) было показано, что два феномена, определяющие характер сезонного развития нимф *Ixodes ricinus* L., а именно пассивность голодных и задержка метаморфоза сытых особей, представляют самостоятельные формы диапаузы, обладающие автономными механизмами регуляции. Поведенческая диапауза, возникающая у голодных нимф под влиянием короткого дня, регулируется в соответствии с нормами длиннодневной фотопериодической реакции. Морфогенетическая же диапауза, проявляющаяся в виде задержки метаморфоза сытых нимф, возникает еще до питания под влиянием длинного дня, т. е. в соответствии с нормами короткодневной фотопериодической реакции. Однако после питания у нимф происходит инверсия фотопериодической реакции, в результате чего в условиях короткого дня происходит закрепление диапаузы, а в условиях длинного дня — реактивация.

Отмеченные закономерности регуляции были обнаружены у нимф *I. ricinus* южного происхождения (из Молдавии, 47° северной широты). Для выяснения механизмов фотопериодической регуляции диапаузы у иксодовых клещей (в частности, у *I. ricinus* из разных частей его ареала) большой интерес представляет проведение аналогичных исследований с клещами из северных популяций. В настоящей статье излагаются результаты таких опытов с нимфами *I. ricinus* из северной части Ленинградской обл. (61° северной широты) и дается сравнение реакций на длину дня у обеих популяций.

МЕТОДИКА

Нимфы *Ixodes ricinus* L. ленинградской популяции являлись лабораторным потомством самок, собранных в насосавшемся состоянии со скота в Сосновском районе Ленинградской обл. в июле 1964 г. Полученные от них личинки были накормлены в апреле 1965 г. и перелиняли на нимф в конце мая—начале июня того же года. После вылупления нимф содержали при 18° в двух световых режимах — длинном (20 час. света в сутки) и коротком дне (12 час. света).

В настоящей статье приводятся также дополнительные сведения по нимфам *I. ricinus* молдавской популяции, полученные после опубликования предыдущей статьи (Белозеров, 1966). Эти нимфы являлись лабораторным потомством самок из молдавских Кодр, присланных нам И. Г. Успенской (Институт зоологии АН МолдССР). Нимфы после вылупления содержались при заданных световых и температурных условиях.

Нимф определенного возраста исследовали на агрессивность и на характер последующего метаморфоза, благодаря чему их физиологическое состояние можно было охарактеризовать по обеим формам диапаузы (поведенческой и морфогенетической). Методика исследования была той же, что и в предыдущих опытах (Белозеров, 1966). Агрессивность определяли по активности присасывания нимф к хозяину (белая мышь) в условиях свободного контакта. Насосавшихся нимф использовали затем для определения скорости превращения в имаго (в условиях длинного и короткого дня при 18 и 25°). Сытых клещей содержали во влажных садках-пробирках Нельзиной, которые регулярно проверяли для регистрации числа нимф, перелинявших на имаго. Для характеристики развития нимф мы использовали два показателя: процент диапаузы (т. е. процент нимф, не перелинявших на имаго в течение 60 дней при 25° и в течение 90 дней при 18°) и среднюю продолжительность метаморфоза (т. е. продолжительность периода с момента насыщения нимф до вылупления 50% имаго).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Влияние фотопериодических условий содержания голодных нимф на их агрессивность

Нимф *I. ricinus* ленинградской популяции исследовали на агрессивность в возрасте 3, 6 и 9 мес. (табл. 1).

Таблица 1

Зависимость агрессивности нимф *I. ricinus* ленинградской популяции от фотопериодических условий их содержания (при 18°) и от возраста

Возраст клещей (мес.)	Дата кормления	Режим содержания голодных клещей (длина дня)	Клещей в опыте	Количество насосавшихся клещей (% от возврата)	
				в отдельных опытах	в среднем
3	21—27 VIII	12 час.	50 (40)	42.5	23.7
			50 (29)	10.3	
			50 (33)	18.1	
		20 час.	50 (49)	96.0	83.2
			50 (47)	78.6	
			50 (44)	75.0	
6	22—27 XI	12 час.	45 (40)	25.0	24.9
			45 (37)	27.0	
			45 (44)	22.7	
		20 час.	45 (27)	77.8	77.8
			45 (32)	73.0	
			45 (29)	82.6	
9	14—19 II	12 час.	40 (35)	94.5	94.8
			40 (30)	96.5	
			40 (32)	93.5	
		20 час.	25 (21)	95.0	91.5
			23 (17)	88.0	

[*] Первая цифра указывает число посаженных голодных нимф, вторая (в скобках) — возвра. т. е. сумму оставшихся голодными и насосавшихся нимф.

По своему поведению и отношению к хозяину нимфы не старше 6-месячного возраста из длинного и короткого дня заметно различались. Длиннодневные нимфы в возрасте 3 мес. обнаруживали высокую агрессивность. Они энергично наползали на мышей, показывая большую цепкость и быстро прячась внутри шерсти хозяев. Короткодневные же нимфы были намного пассивнее и легко стряхивались мышью даже при попадании на нее. Процент насосавшихся нимф из длинного дня был поэтому значительно выше (83%), чем в случае нимф из короткого (24%), хотя продолжительность их паразитирования в обоих случаях была одинакова (3—6 дней). Сходная же зависимость агрессивности нимф от условий их содержания до контакта с хозяином была получена и в опыте с нимфами 6-месячного возраста.

Однако в возрасте 9 мес. нимфы становились одинаково активны в обоих фотопериодических режимах. В результате этого процент насосавшихся клещей был одинаково высок (92—95%) независимо от фотопериодических условий их содержания.

Таким образом, на протяжении 6-месячного периода после вылупления у нимф обнаруживается четкая зависимость их активности от длины дня, находящаяся в соответствии с нормами длиннодневной фотопериодической реакции. С увеличением возраста до 9 мес. эта зависимость исчезает и нимфы приобретают высокую агрессивность независимо от световых условий. Сопоставление клещей из обеих исследованных популяций — молдавской и ленинградской — показывает их большое сходство в отношении зависимости активности нимф от фотопериодических условий содержания и от возраста (рис. 1).

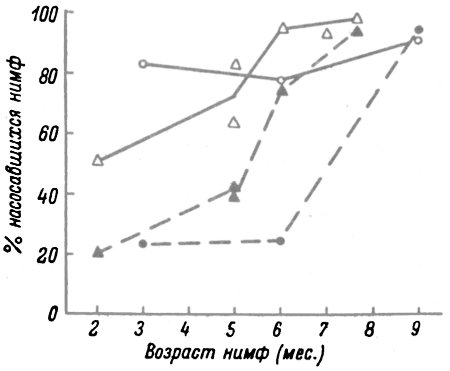

Рис. 1. Зависимость агрессивности нимф *Ixodes ricinus* ленинградской и молдавской популяций от возраста и фотопериодических условий.

Треугольники — молдавская популяция, *кружки* — ленинградская популяция. Нимфы содержались при 18° в условиях длинного (*сплошная линия*) и короткого дня (*прерывистая линия*).

2. Влияние условий содержания до и после кормления на развитие сытых нимф ленинградской популяции

Характер метаморфоза нимф *I. ricinus* ленинградской популяции, изученный в проведенных опытах, зависит от условий их содержания как до, так и после кормления. Для иллюстрации этой зависимости приводится рис. 2, на котором изображена динамика вылупления половозрелых клещей из нимф, накормленных в возрасте 6 мес. Быстрее всего линька происходила в условиях 25° и 20 час. света, причем нимфы из 12 час. света линяли быстрее, чем нимфы из 20 час. света. Однако в условиях короткого дня (12 час. света) при этой же температуре линька задержи-

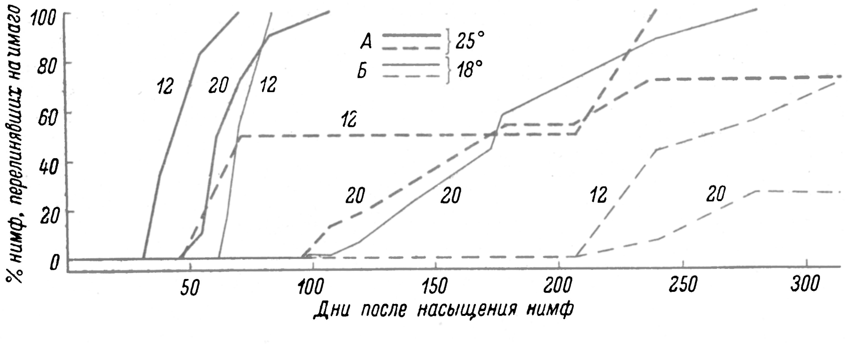

Рис. 2. Динамика линьки нимф *Ixodes ricinus* на имаго. .

А — линька при 25° и *Б* — линька при 18° в зависимости от фотопериодических условий их содержания до и после питания. *Цифры у кривых* — световой режим содержания голодных клещей (часы света в сутках). После кормления их содержали при 20 час. света (*сплошные линии*) или 12 час. света (*прерывистые линии*).

валась диапаузой у всех или значительной части особей. При 18° и 20 час. света бездиапаузное развитие наблюдалось только у нимф из короткого дня,[1] тогда как нимфы из длинного дня обнаруживали существенную задержку. Интересно, что по темпам превращения эти последние были близки с нимфами, содержавшимися после насыщения при 25° и 12 час. света. Еще продолжительнее диапауза и вызванная ею задержка развития были у нимф, которые после кормления содержались при 18° в условиях короткого дня.

Результаты проведенных опытов (табл. 2, рис. 3) показали, что в реакции нимф ленинградской популяции на условия содержания важная роль принадлежит их возрасту.

Таблица 2

Влияние фотопериодических условий содержания нимф *I. ricinus* (ленинградская популяция) до и после питания на возникновение диапаузы и сроки развития насосавшихся нимф

Возраст клещей (мес.)	Условия содержания голодных клещей (температура °С и длина дня в час. света)	Условия содержания напитавшихся клещей											
		25°						18°					
		20 час. света			12 час. света			20 час. света			12 час. света		
		число нимф	% диапаузы	средний срок развития	число нимф	% диапаузы	средний срок развития	число нимф	% диапаузы	средний срок развития	число нимф	% диапаузы	средний срок развития
3	18°, 20 час.	25	0	31	25	100	б. 350	25	96	262	25	100	325
	18°, 12 час.	12	0	40	12	100	232	13	0	69	12	100	320
6	18, 20 час.	17	60	62	17	100	173	17	100	175	17	100	б. 300
	18, 12 час.	6	12	43	6	72	71	7	0	70	7	100	260
9	18, 20 час.	7	0	38	9	100	214	9	78	162	9	100	б. 370
	18, 12 час.	22	0	43	22	0	35	21	0	61	21	97	362

Примечание. За диапаузу принимали задержку развития сытых нимф при 25° свыше 60 дней, а при 18° — свыше 90 дней; средний срок развития — продолжительность периода до линьки на имаго 50% нимф.

При 25° и 20 час. света практически все нимфы, содержавшиеся до питания в условиях короткого дня, развиваются без диапаузы независимо от возраста. Средняя продолжительность их метаморфоза составляет 40—43 дня. У нимф из длинного дня продолжительность развития сходная (31—61 день), хотя у нимф в возрасте 6 мес. наблюдается возникновение непродолжительной задержки. В условиях 12-часового освещения при 25° все сытые нимфы, находившиеся до питания при 20 час. света, независимо от возраста впадают в прочную и продолжительную диапаузу. Однако у нимф из короткого дня такая высокая тенденция к диапаузе наблюдается лишь в том случае, если они были накормлены в возрасте 3 мес. С увеличением возраста до 6 мес. продолжительность задержки у части нимф (а следовательно, и процент диапаузы) уменьшается, а у нимф в возрасте 9 мес. развитие происходит совершенно без диапаузы, несмотря на содержание их после кормления в короткодневных условиях.

При 18° и 20 час. света все нимфы из короткого дня, независимо от их возраста, развиваются без диапаузы. Значительное увеличение продолжительности их метаморфоза при этой температуре (61—70 дней) по сравнению с 25° вполне естественно. Совсем иная картина наблюдается при этих условиях у нимф из длинного дня. Все или почти все длиннодневные нимфы обнаруживают здесь диапаузу, прочность которой зависит от возраста. Наиболее продолжительная диапауза наблюдается у самых молодых нимф. С увеличением возраста прочность ее уменьшается, а среди 9-месячных нимф появляются отдельные особи, развивающиеся без диапаузы. Обнаруживаемые при этом возрастные изменения вполне сопоставимы с теми, что были отмечены выше при 25° и 12 час. света у нимф из короткого дня.

---

[1] Здесь и далее выражения «из короткого дня», «из длинного дня» и т. п. означают, что клещи находились в указанных условиях до кормления.

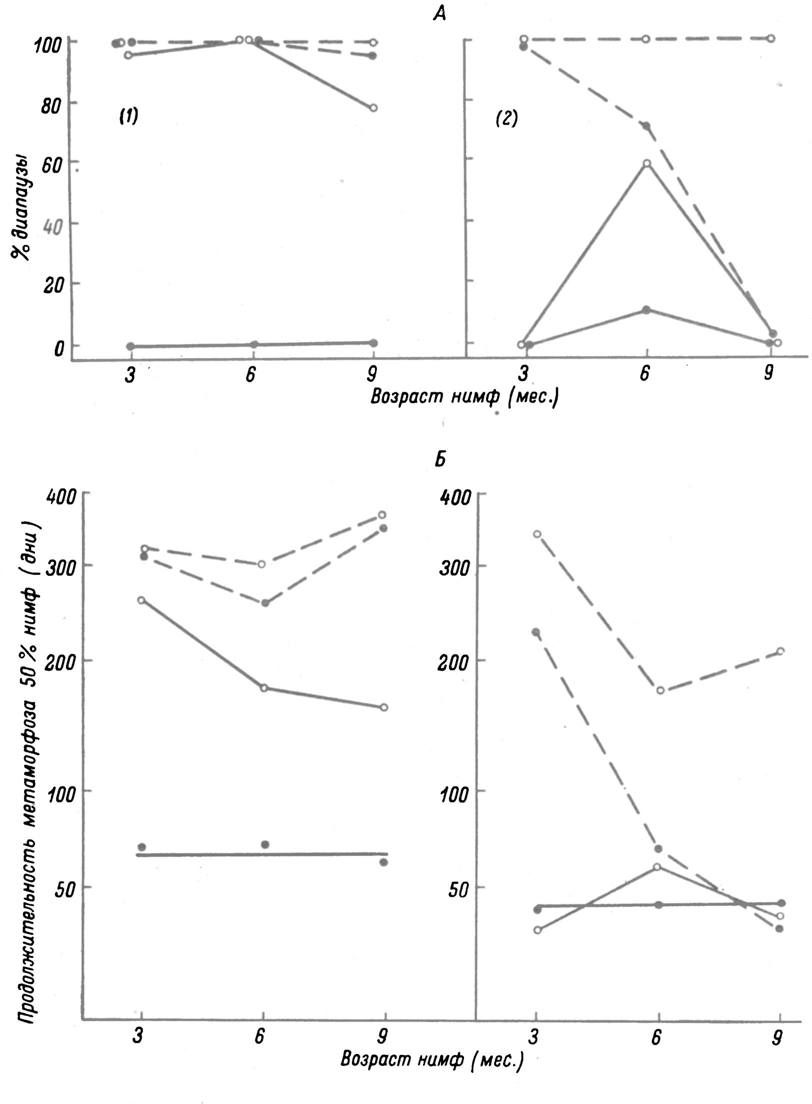

Рис. 3. Возникновение диапаузы (*А*) и продолжительность метаморфоза (*Б*) у ленинградских нимф *Ixodes ricinus* разного возраста в зависимости от условий их содержания до и после питания.

До питания нимфы находились при 18° в условиях 20 час. света (*белые кружки*) или 12 час. света (*черные кружки*), а после питания при 18° (*1*) и 25° (*2*) в условиях 20 час. света (*сплошные линии*) и 12 час. света (*прерывистые линии*).

Наконец, при 18° и 12 час. света у нимф из короткого и длинного дня наблюдается прочная диапауза у всех особей. У нимф в возрасте 3 мес. прочность ее не зависит от условий содержания до кормления, однако при увеличении возраста реактивация быстрее осуществляется у нимф из короткого дня, хотя здесь и нет таких заметных различий, как при 25°.

3. Регуляция диапаузы у нимф *I. ricinus* молдавской популяции в зависимости от возраста и условий содержания

В настоящее время получен ряд данных, существенно дополняющих сведения о регуляции диапаузы у нимф молдавской популяции (Белозеров, 1966). Они позволили дать более полную картину возрастных изменений в реакциях нимф южного происхождения, во-первых, и выявить особенности температурных воздействий на голодных нимф, во-вторых.

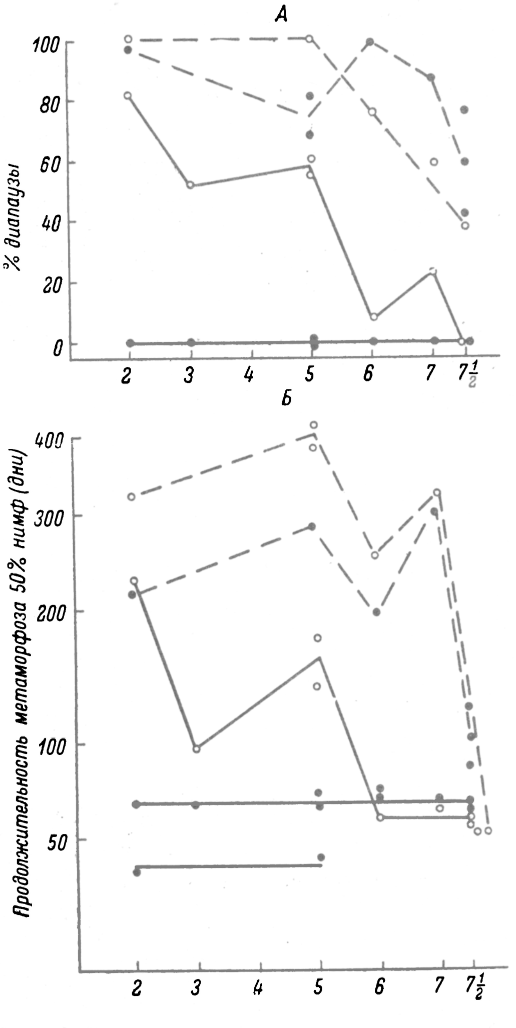

Рис. 4. Возникновение диапаузы (*А*) и продолжительность метаморфоза (*Б*) у молдавских нимф *Ixodes ricinus* разного возраста в зависимости от условий их содержания до и после питания.

Нижняя линия на рис. 4, *Б* — нимфы при 25° и 20 час. света. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Возраст не сказывается на характере метаморфоза молдавских нимф только в том случае, если они содержались в условиях, благоприятствующих бездиапаузному развитию, т. е. до питания при коротком, а после насыщения — при длинном дне. При 18° длительность их метаморфоза составляет 60—70 дней, а при 25° — 35—40 дней (рис. 4). При иных сочетаниях фотопериодических режимов (длинный день до и после питания, короткий день до и после питания, а также длинный день до и короткий день после питания) с увеличением возраста у нимф наблюдается снижение тенденции к диапаузе. В результате этого при 18° и 20 час. света сытые нимфы, накормленные в возрасте 6—7.5 мес., практически все развиваются без диапаузы. Даже у нимф, находившихся после насыщения в условиях короткого дня, большая часть особей в возрасте 7.5 мес. развивается без диапаузы (если до питания они находились при длинном дне). А у нимф из короткого дня в этих условиях продолжительность задержки сильно сокращается. Возрастные изменения фотопериодической реакции у нимф молдавской популяции, таким образом, очень сильны.

Большой интерес представляет и вопрос о влиянии температурных условий содержания голодных нимф на фотопериодическую реакцию их после насыщения. Как показали результаты опытов с нимфами в возрасте 5—6 мес. (рис. 5), различия в температурах их содержания перед кормлением (18 и 25°) практически не сказываются на характере их последующего развития при 25°. По продолжительности метаморфоза и по проценту диапаузы нимфы из разных температур (но одинаковых световых режимов) были очень близки, если после питания они попадали в одинаковые фотопериодические условия. Аналогичная картина обнаружена и с нимфами, находившимися после питания при 18°. Различия между нимфами из разных температур здесь также были невелики. Это показывает, что температурные условия содержания голодных нимф не оказывают существенного влияния на регуляцию диапаузы. Основная роль принадлежит здесь фотопериодическим условиям содержания нимф как до, так и после питания, а также температурным условиям после питания.

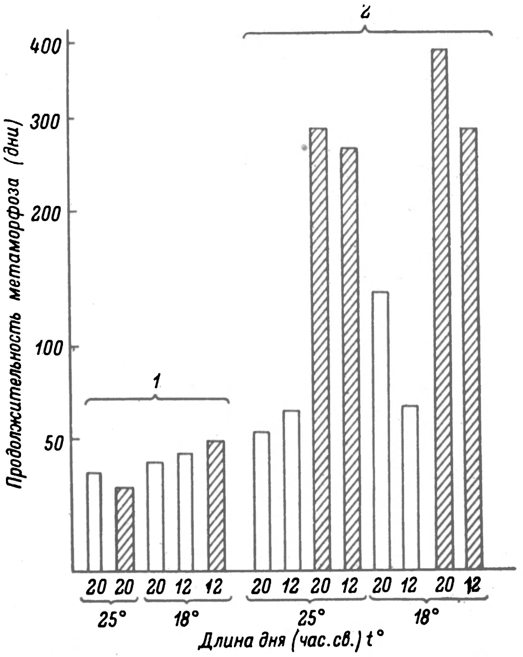

Рис. 5. Возникновение задержки метаморфоза у сытых нимф *Ixodes ricinus* молдавской популяции в зависимости от соотношения температурных и фотопериодических воздействий до и после питания

Условия содержания сытых нимф: *1* — 25°, *2* — 18°; *белые столбики* — 20 час. света, *черные столбики* — 12 час. света. По оси абсцисс — режимы содержания голодных нимф.

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенные выше материалы показывают сходство клещей *I. ricinus* из разных частей ареала (северных и южных) в отношении зависимости поведения и развития нимф от внешних условий. У обеих исследованных рас длиннодневная фотопериодическая реакция регулирует активность нимф, а характер развития (с диапаузой или без нее) также в обоих случаях определяется инверсией реакции с короткодневной до питания на длиннодневную после него. У обеих рас большое значение имеют возрастные изменения реакции нимф на фотопериодические воздействия, хотя по темпам возрастных изменений между ними имеются существенные различия. У клещей южного происхождения изменения в поведении нимф происходят с возрастом быстрее, чем у клещей северного происхождения (рис. 1). Аналогичная зависимость имеет место и при регуляции задержки метаморфоза, где возрастные изменения также значительно заметнее и сильнее у молдавских нимф (рис. 3 и 4). Следует отметить, что возрастные изменения касаются лишь процессов, связанных с диапаузой, тогда как скорость бездиапаузного развития при одинаковых условиях у нимф разного происхождения одинакова (60—75 дней при 18°) и не зависит от возраста. Прочность диапаузы и продолжительность задержки метаморфоза у северных нимф обычно больше, чем у южных. Отсутствие специальных исследований не позволило, к сожалению, выяснить наличие различий между географическими расами по порогу фотопериодической реакции у нимф. Для личинок же разница в пороге реакции между ленинградской и молдавской расами составляет 3 часа.

Результаты изучения ленинградских клещей подтвердили высказанную ранее (Белозеров, 1966) точку зрения о самостоятельности и автономности регуляции двух форм нимфальной диапаузы (поведенческой и морфогенетической), которая основывалась на изучении клещей молдавского происхождения. Основным свидетельством в пользу такой точки зрения является различие в условиях, способствующих поведенческой пассивности голодных нимф, с одной стороны, и формированию у них состояния, проявляющегося после питания в виде задержки метаморфоза, с другой стороны. У обеих географических рас содержание голодных нимф в условиях длинного дня стимулирует их агрессивность, но одновременно является предпосылкой возникновения задержки метаморфоза нимф после насыщения. Полученные данные дают дополнительные свидетельства об автономности регуляции этих двух форм диапаузы. Об этом, в частности, говорят разные темпы возрастных изменений увеличения агрессивности нимф и снижения тенденции к диапаузе при содержании голодных клещей в длиннодневных условиях. При наличии же единого механизма регуляции темпы возрастных изменений были бы одинаковы. Например, резкое усиление активности нимф ленинградского происхождения в возрасте 9 мес. не сопровождается заметными изменениями в отношении морфогенетической диапаузы.

О причинах возрастных изменений в настоящее время можно строить лишь предположения. Учитывая предложенные недавно модели физиологического механизма фотопериодической реакции, основывающиеся на работе двухосцилляторного аппарата (Beek, 1964; Тыщенко, 1966), мы объясняли аналогичные возрастные изменения в регуляции личиночной диапаузы *I. ricinus* специфическими нарушениями работы этого аппарата, заключающимися в спонтанном расхождении фаз темнового и светового осцилляторов и в уменьшении лабильности их настройки под влиянием длиннодневных стимулов (Белозеров, 1967). Такое объяснение было логичным при увеличении тенденции к диапаузе у личинок в течение 2-месячного периода после вылупления. Однако оно не подходит для нимф, у которых наблюдается противоположный процесс — уменьшение тенденции к диапаузе. Развитие с диапаузой является, без сомнения, усложненным случаем бездиапаузного развития. Поэтому можно предполагать, что у нимф *I. ricinus* в основе возрастных изменений лежит совершенно иной, чем у личинок, механизм, заключающийся в ослаблении зависимости процессов, ведающих регуляцией поведения и развития, от фотопериодических стимулов, трансформируемых через нейроэндокринную систему и начальное звено фотопериодической реакции — осцилляторный аппарат.

Экологическое значение обнаруженных особенностей регуляции поведения и развития нимф *I. ricinus* заключается в обеспечении наилучших условий для выживания нимфальной популяции. Осенью короткий день предотвращает активизацию молодых нимф, в результате чего они зимуют в голодном состоянии, а летом длинный день обеспечивает впадение в диапаузу всех нимф, насосавшихся во второй половине сезона (с конца июня), благодаря чему они уходят на зимовку, не приступая к метаморфозу. Зимующий запас поэтому слагается из особей, наиболее устойчивых к переживанию неблагоприятных зимних условий.

Так как учет диапаузы нимф яляется важным моментом при прогнозировании обилия взрослых клещей р. *Ixodes* (Бабенко и Рубина, 1963), то выявленные нами закономерности регуляции нимфальной диапаузы будут полезны для совершенствования методов прогноза клещей.

ВЫВОДЫ

1. У клещей *Ixodes ricinus* L. ленинградской популяции поведение голодных нимф и развитие сытых нимф (с диапаузой или без нее) зависит от длины дня.

2. Регуляция агрессивности голодных нимф происходит на основе длиннодневной фотопериодической реакции. Активность нимф (до 6-месячного возраста) в условиях длинного дня значительно выше, чем в условиях короткого дня.

3. В регуляции метаморфоза основная роль принадлежит инверсии фотопериодической реакции с коротко дневной до питания на длиннодневную после насыщения. Возникновение диапаузы сытых нимф связано с пребыванием их до питания при длинном дне, а после насыщения — при коротком дне.

4. Зависимость поведения и развития от фотопериодических условий с увеличением возраста нимф уменьшается. У клещей южной (молдав-

ской) популяции возрастные изменения происходят быстрее и более заметны, чем у клещей северной (ленинградской) популяции.

5. Исследования, проведенные с нимфами *I. ricinus* ленинградской популяции, подтверждают точку зрения о самостоятельности и автономности регуляции двух форм нимфальной диапаузы (поведенческой и морфогенетической).

Литература

Бабенко Л. В. и М. А. Рубина. 1963. Упрощение методики прогноза обилия пастбищных клещей р. Ixodes и некоторые данные по их биологии. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 32 (1) : 13—18.

Белозеров В. Н. 1966. Нимфальная диапауза у клеща Ixodes ricinus I. Зависимость поведения голодных и развития сытых нимф от фотопериодических условий. Там же, т. 35 (6) : 724—730.

Белозеров В. Н. 1967. Диапауза личинок клеща Ixodes ricinus и ее зависимость от внешних условий. IV. Взаимосвязь экзогенных и эндогенных факторов в регуляции личиночной диапаузы. Энтомол. обозр., т. 46.

Тыщенко В. П. 1966. Двухосцилляторная модель физиологического механизма фотопериодической реакции. Журнал общ. биол., 27 (2) : 209—222.

Beck S. D. 1964. Time measurement in insect photoperiodism. American Naturalist, 98 (902) : 329—346.

NYMPHAL DIAPAUSE IN THE TICK, IXODES RICINUS L. (ACARINA, IXODIDAE).

II. DIFFERENT TYPES OF NYMPHAL DIAPAUSE AND PECULIARITIES OF THEIR REGULATION IN TICKS FROM LENINGRAD DISTRICT

V. N. Belozerov

SUMMARY

The behaviour and development of nymphs of *Ixodes ricinus* are dependent on the day length. An attacking activity of unfed nymphs is determined on the base of the photoperiodical reaction of long-day type, e. g. the activity increases at the long day. The regulation of development is based on an inversion of the photoperiodical reaction from the short-day type before to the long-day type after the engorgement of nymphs. Therefore the diapause of engorged ticks is determined by the long day before and fixed by the short day after their feeding. The role of age is essential and a tendency to the diapause diminishes with age. The rate of aging changes in nymphs of the south population (from Moldavia) is higher than in nymphs of the north population (from Leningrad district). There are differences in the aging changes rate between the aggresivity and the metamorphosis. The investigation of nymphs from Leningrad district supports a suggestion about two types of nymphal diapause (behavioural and morphogenetical) with autonomous regulation.